

УДК 576.895.421

**ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОДВИДОВ ПОЛИМОРФНОГО ВИДА
HYALOMMA MARGINATUM (ACARI, IXODIDAE)
ПО ПОЛОВОЗРЕЛОЙ ФАЗЕ**

© Д. А. Апанаскевич

На большом географическом материале рассмотрена дифференциация по половозрелой фазе 4 подвидов полиморфного вида *Hyalomma marginatum* и подтвержден их статус. Сопоставление этих данных с дифференциацией подвидов по неполовозрелым фазам показало, что морфологическая дифференциация подвидов в онтогенезе неоднозначна. Это свидетельствует о неравномерности процесса микроэволюции в пределах вида.

Группа *Hyalomma marginatum* в пределах рода — одна из самых сложных в таксономическом аспекте. На настоящий момент данная группа представлена единственным в высокой степени полиморфным видом *H. marginatum* Koch, 1844. Признается, что этот вид включает 4 подвиды — *H. m. marginatum*, *H. m. turanicum* Pomerantzev, 1946, *H. m. rufipes* Koch, 1844 и *H. m. isaaci* Sharif, 1928. Резкое морфологическое различие взрослых клещей данных подвидов служило поводом рассматривать *H. m. marginatum*, *H. m. rufipes* и *H. m. turanicum* в качестве самостоятельных видов, а *H. m. isaaci* — в качестве младшего синонима *H. detritum* Schulze, 1919 (Delpy, 1949; Hoogstraal, 1956).

В принимаемой нами трактовке подвиды имеют следующее распространение *H. m. marginatum*: юг Европы, Кавказ, Закавказье, Северная Африка, Передняя Азия; *H. m. rufipes*: Африка — главным образом южнее Сахары, а также локально в Ливии, Египте, юг Аравийского полуострова; *H. m. isaaci*: Центральная Азия — Афганистан, Пакистан, Непал и Индия; *H. m. turanicum*: Передняя, Средняя и Центральная Азия (Померанцев, 1950; Hoogstraal, 1956, 1979; Hoogstraal et al., 1981; Kaiser, Hoogstraal, 1964). Нередки находки некоторых подвидов вне области их основного ареала. Так, например, регулярные находки африканского подвида *H. m. rufipes* известны с территорий Кавказа, Закавказья, Казахстана и Средней Азии (Померанцев, 1950; Ганиев, 1970). Это может быть объяснено паразитированием неполовозрелых фаз на птицах, но нельзя исключить и существование реликтовых дизъюнктивных точечных пятен ареала.

В предыдущей работе нами была выявлена дифференциация данных таксонов по неполовозрелым фазам (Апанаскевич, 2003). Цель настоящего исследования — изучение взрослых клещей данных таксонов для уточнения

дифференциации между ними и обоснования их статуса с учетом полученных данных по личинкам и нимфам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использована коллекция Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Также использован материал Королевского музея Центральной Африки, Тервюрен, Бельгия (Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique) и Национальной коллекции иксодовых клещей США (U. S. National Tick Collection, Institute of Arthropodology and Parasitology, Georgia Southern University, Statesboro). Подробнее материал перечислен в подвидовых очерках.

Детали строения самок и самцов изучены на микроскопических препаратах в проходящем свете с помощью микроскопа МИКМЕД-1; макроструктуры изучены в падающем свете с помощью микроскопа МБС-10.

ФАКТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ И РЕЗУЛЬТАТЫ

Hyalomma (Euhyalomma) marginatum Koch, 1844.

Самка. Скутум с в той или иной степени выраженными заднебоковыми изломами (рис. 1, 1—4); цервикальные и боковые бороздки глубокие, достигают края скутума. Все щетинки скутума палочковидные или конусовидные с широко притупленной вершиной (рис. 2, 1). Щетинки аллоскутума палочковидные, слабо сужающиеся к вершине, часто с чешуевидным расщеплением (рис. 2, 2). Генитальное отверстие в виде широкой дуги; вестibuлярный отдел влагалища чашевидный, умеренно вздутый (рис. 2, 3). Перфорированная часть дорсального отростка перитремы дуговидна изогнута по всей длине; центральное неперфорированное поле перитремы сильно вытянутое (рис. 2, 4—7). Стернальные щетинки палочковидные (рис. 2, 8).

Задний край основания гнатосомы спрямлен (рис. 3, 1). II членик пальп с отчетливой проксимальной перетяжкой (рис. 3, 1, 2). Вентромедиальные щетинки II членика пальп конусовидные, узкопритупленные (рис. 3, 2, 3). На I членике пальп более 4 вентромедиальных щетинок. Гипостом булабовидный; вооруженная часть (считая по крупным зубцам) слегка длиннее невооруженной части (шейки) (рис. 3, 4).

Зубцы кокс I сближены; медиальный зубец шире латерального, треугольный; латеральный — узкий изогнутый; латеральные зубцы кокс II—IV отчетливо выраженные, уменьшающиеся в размере от II к IV коксе, в виде вытянутых назад дуг; медиальные зубцы II и III кокс слабо выражены, дуговидные, широкие; медиальный зубец коксы IV отчетливо выражен, крупный (рис. 3, 5).

Самец. Форма конскутума (рис. 4, 1, 2; 5, 1, 2) ближе к широкоовальной; наибольшая ширина приблизительно посередине длины конскутума; цервикальные и боковые бороздки поверхностные, достигают не более 1/3 длины конскутума; краевые бороздки длинные, впереди слегка не достигают глаза; парма не выражена; имеется от 5 до 11 обособленных фестонов по заднему краю конскутума, как правило, наиболее выражены 4, 5 пары фестонов и срединный фестон. Скапулярные щетинки конскутума па-

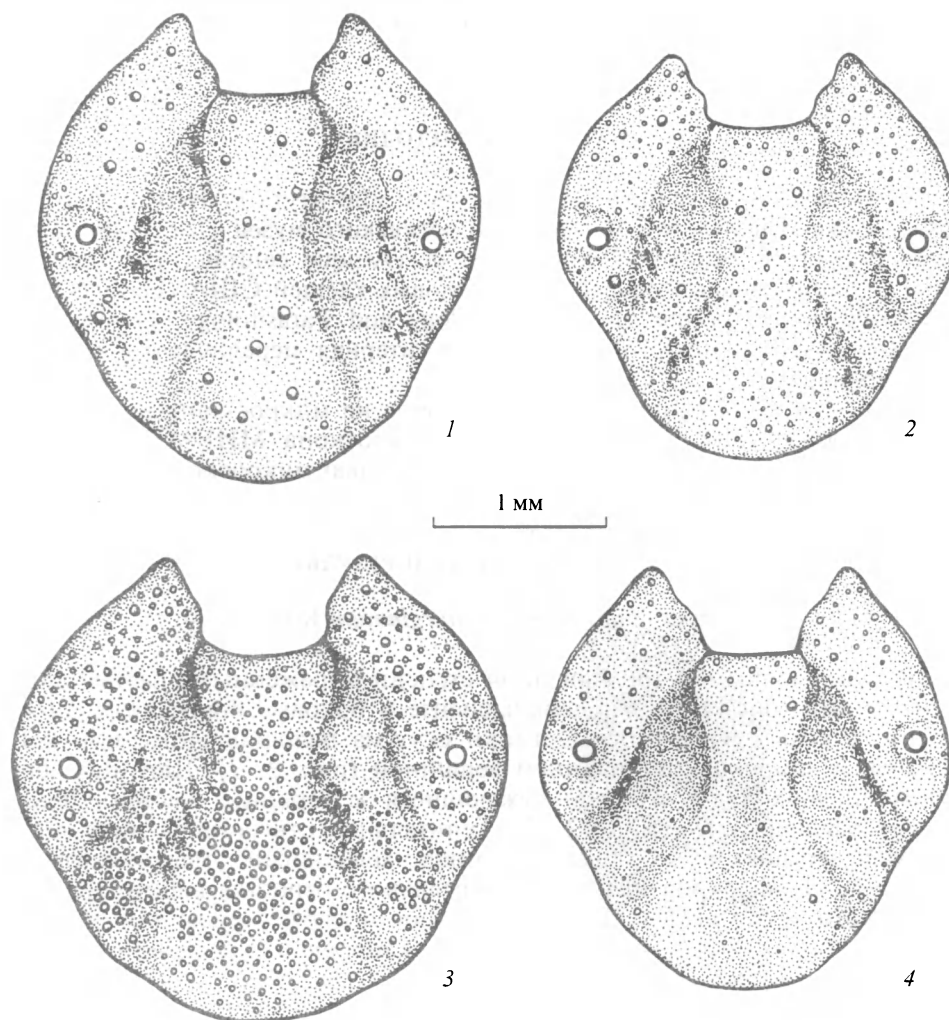


Рис. 1. Самка *Hyalomma marginatum*, скутум.
 1 — *H. m. marginatum*; 2 — *H. m. turanicum*; 3 — *H. m. rufipes*; 4 — *H. m. isaaci*.
 Fig. 1. Female of *Hyalomma marginatum*, scutum.

лочковидные (рис. 6, 1); все остальные щетинки конскутума палочковидные или конусовидные широкопритупленные (рис. 6, 2). Постгенитальный склерит с короткими боковыми выростами, слабо или умеренно загнутыми медиально; боковые выросты не достигают прегенитальной дуги (рис. 6, 3); прегенитальная дуга широкая. Аданальные щитки длинные, широкие, слабо сужающиеся к заднему краю, латеральный край слабовыпуклый, переднемедиальный край вогнутый, заднемедиальный край спрямленный, внутренний отросток практически не выражен; субанальные щитки, как правило, крупные, округлые или вытянутые (рис. 6, 4). Перитрема с длинным дорсальным отростком; перфорированная часть дорсального отростка перитремы на значительном протяжении спрямлена, с дистальным изгибом (рис. 6, 5—8). Щетинки вентральной поверхности идиосомы конусовидные, заостренные или узкопритупленные (рис. 6, 9).

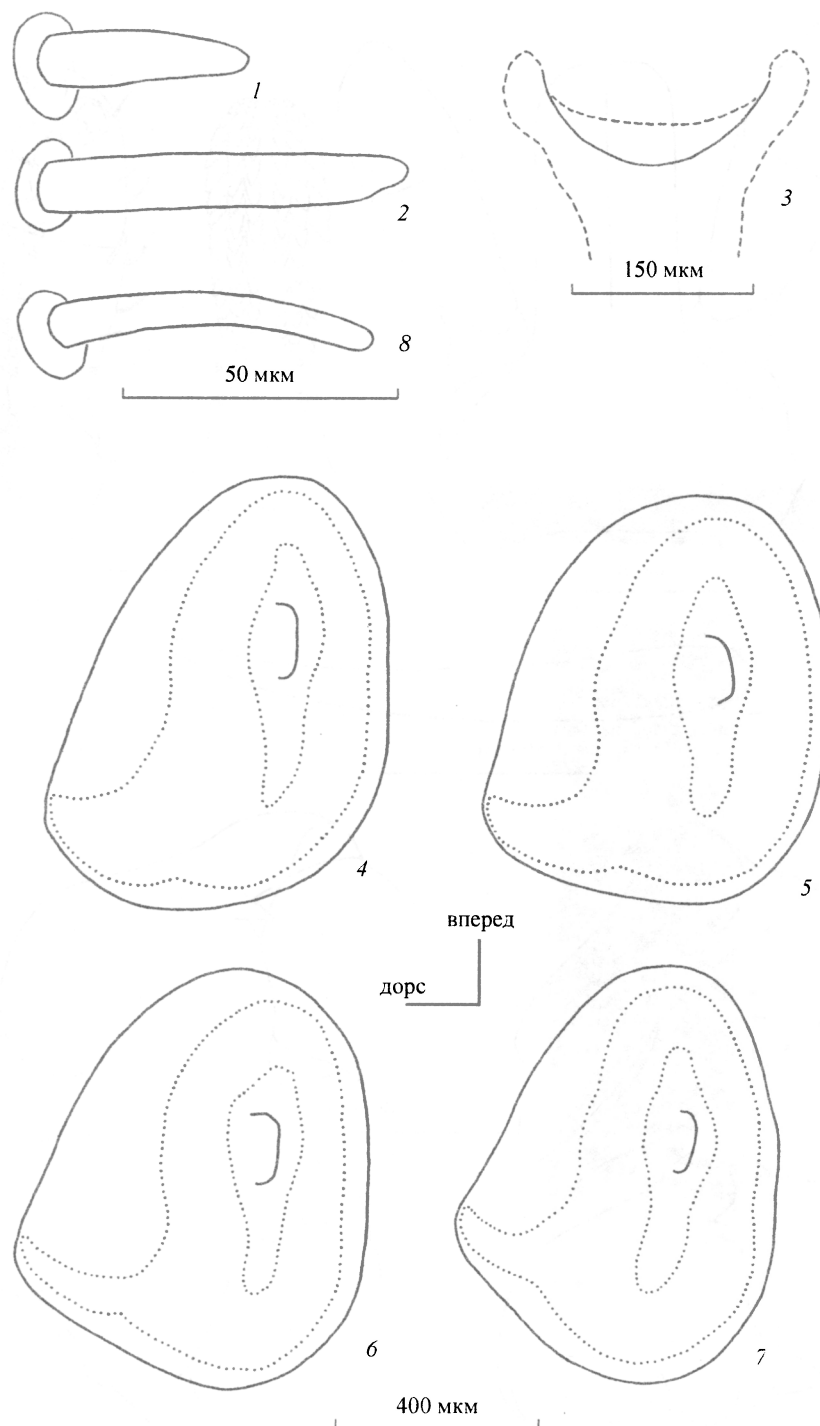


Рис. 2. Самка *Hyalomma marginatum*.

1 — щетинка скутума; 2 — щетинка аллоскутума; 3 — генитальное отверстие и вестибулярный отдел влагалища; 4—7 — перитрема: 4 — *H. m. marginatum*; 5 — *H. m. turanicum*; 6 — *H. m. rufipes*; 7 — *H. m. isaaci*; 8 — стеральная щетинка.

Fig. 2. Female of *Hyalomma marginatum*.

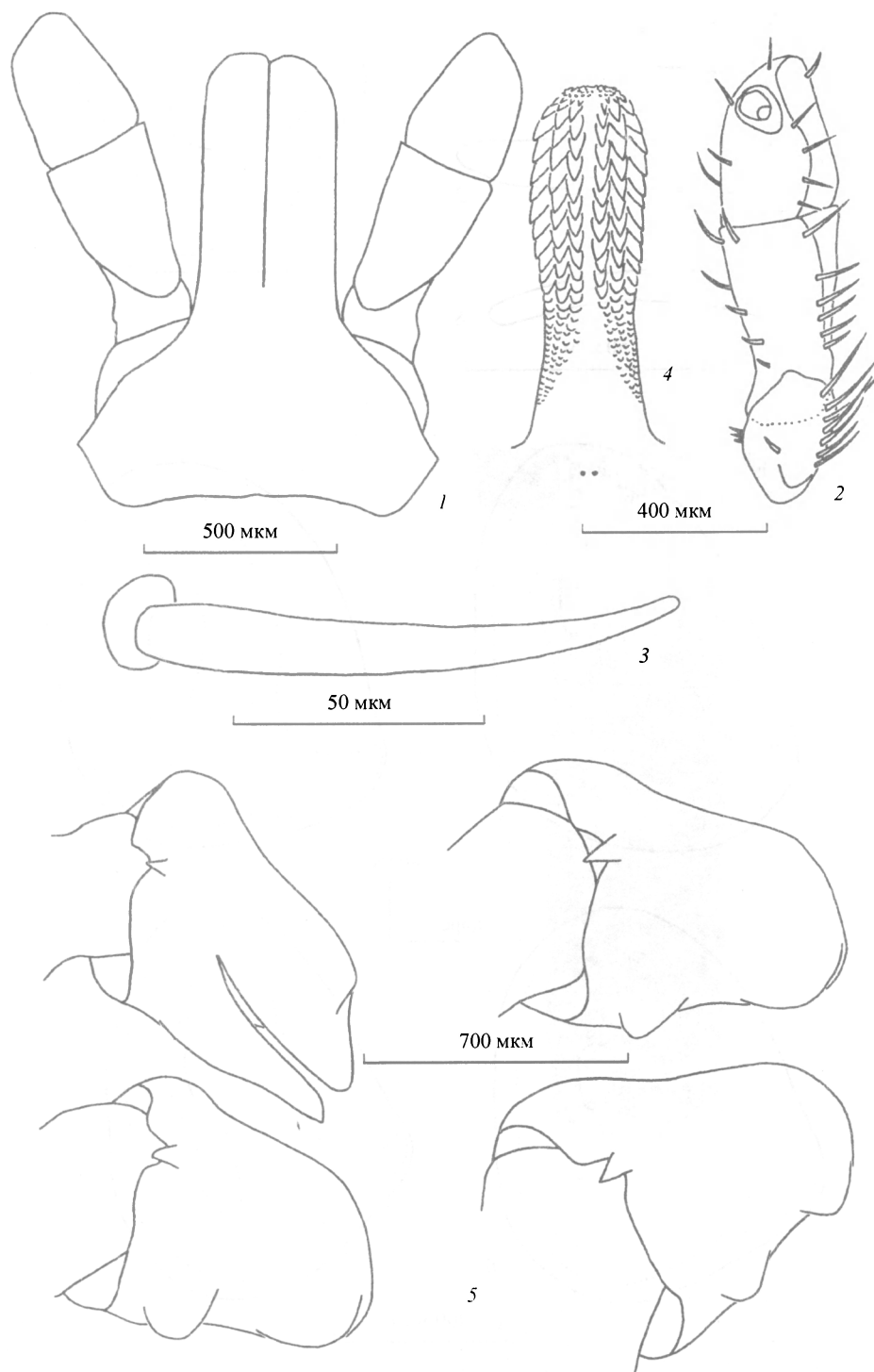


Рис. 3. Самка *Hyalomma marginatum*.

1 — гнатосома дорсально; 2 — пальпа вентрально; 3 — вентромедиальная щетинка II членика пальп; 4 — гипостом; 5 — коксы.

Fig. 3. Female of *Hyalomma marginatum*.

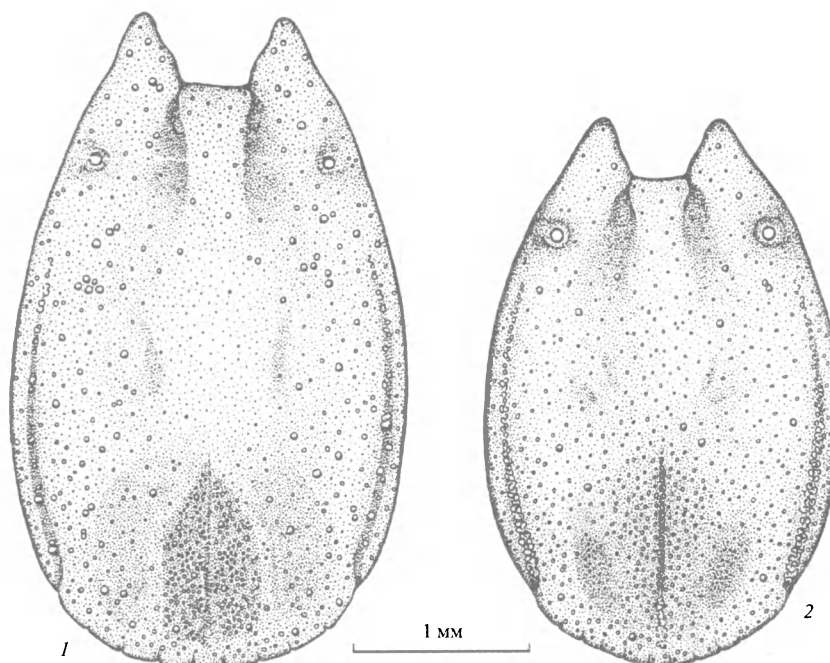


Рис. 4. Самицы *Hyalomma marginatum*, конскутум.
1 — *H. m. marginatum*; 2 — *H. m. turanicum*.

Fig. 4. Male of *Hyalomma marginatum*, conscutum.

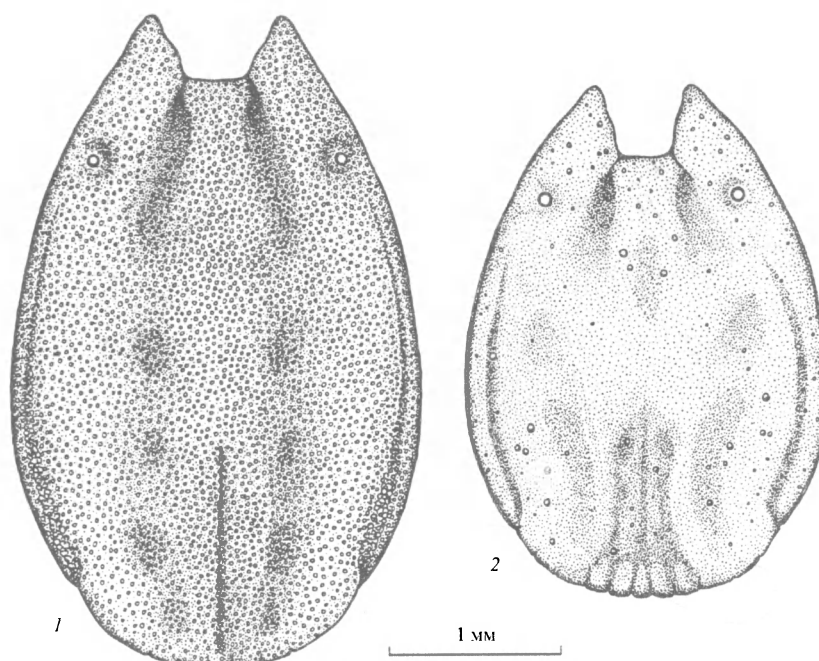


Рис. 5. Самицы *Hyalomma marginatum*, конскутум.
1 — *H. m. rufipes*; 2 — *H. m. isaaci*.

Fig. 5. Male of *Hyalomma marginatum*, conscutum.

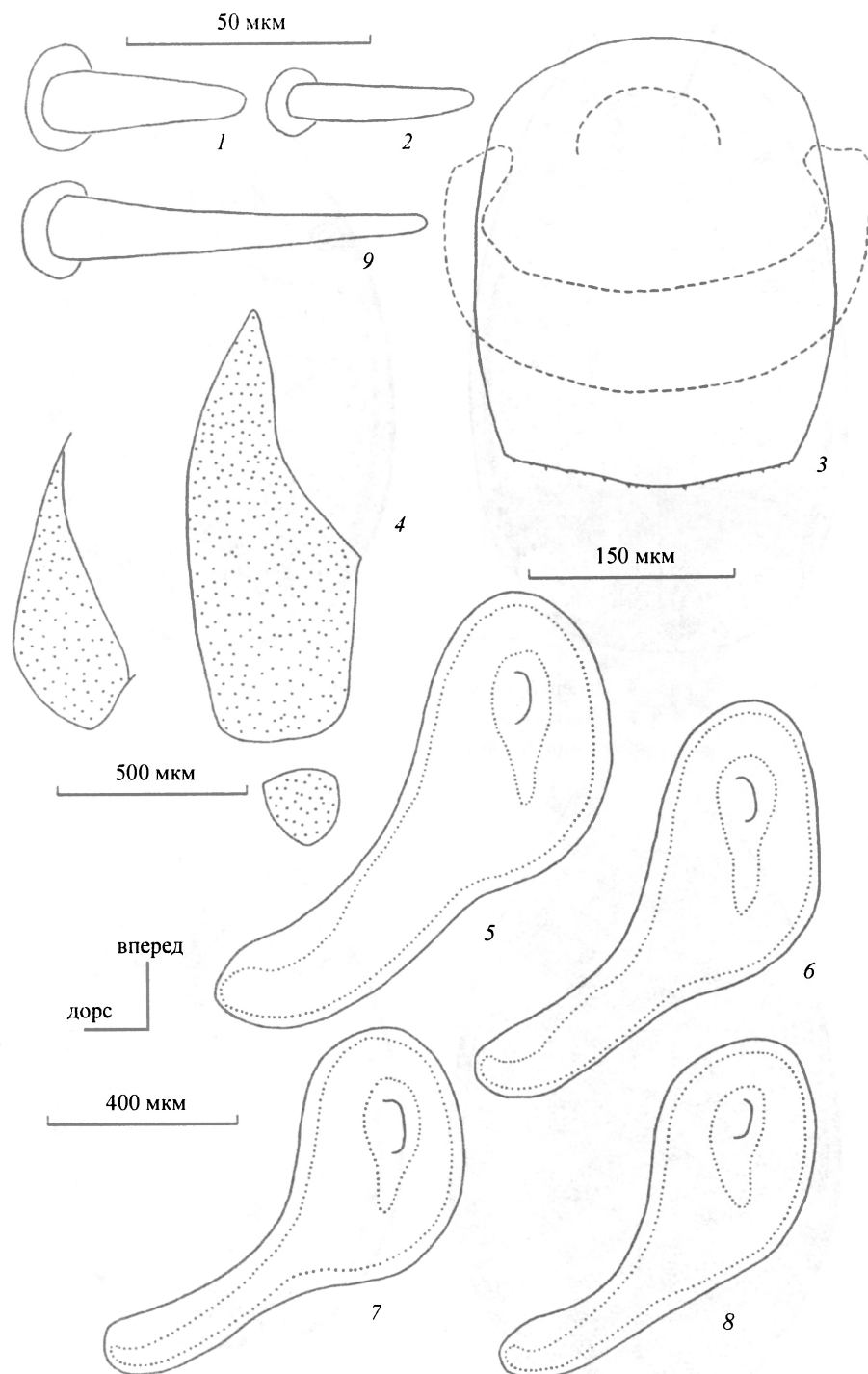


Рис. 6. Самец *Hyalomma marginatum*.

1, 2 — щетинки конскутума; 3 — апрон, постгенитальный склерит и прегенитальная дуга; 4 — анальные щитки, 5–8 — перитрема: 5 — *H. m. marginatum*; 6 — *H. m. turanicum*; 7 — *H. m. rufipes*; 8 — *H. m. isaaci*; 9 — стеральная щетинка.

Fig. 6. Male of *Hyalomma marginatum*.

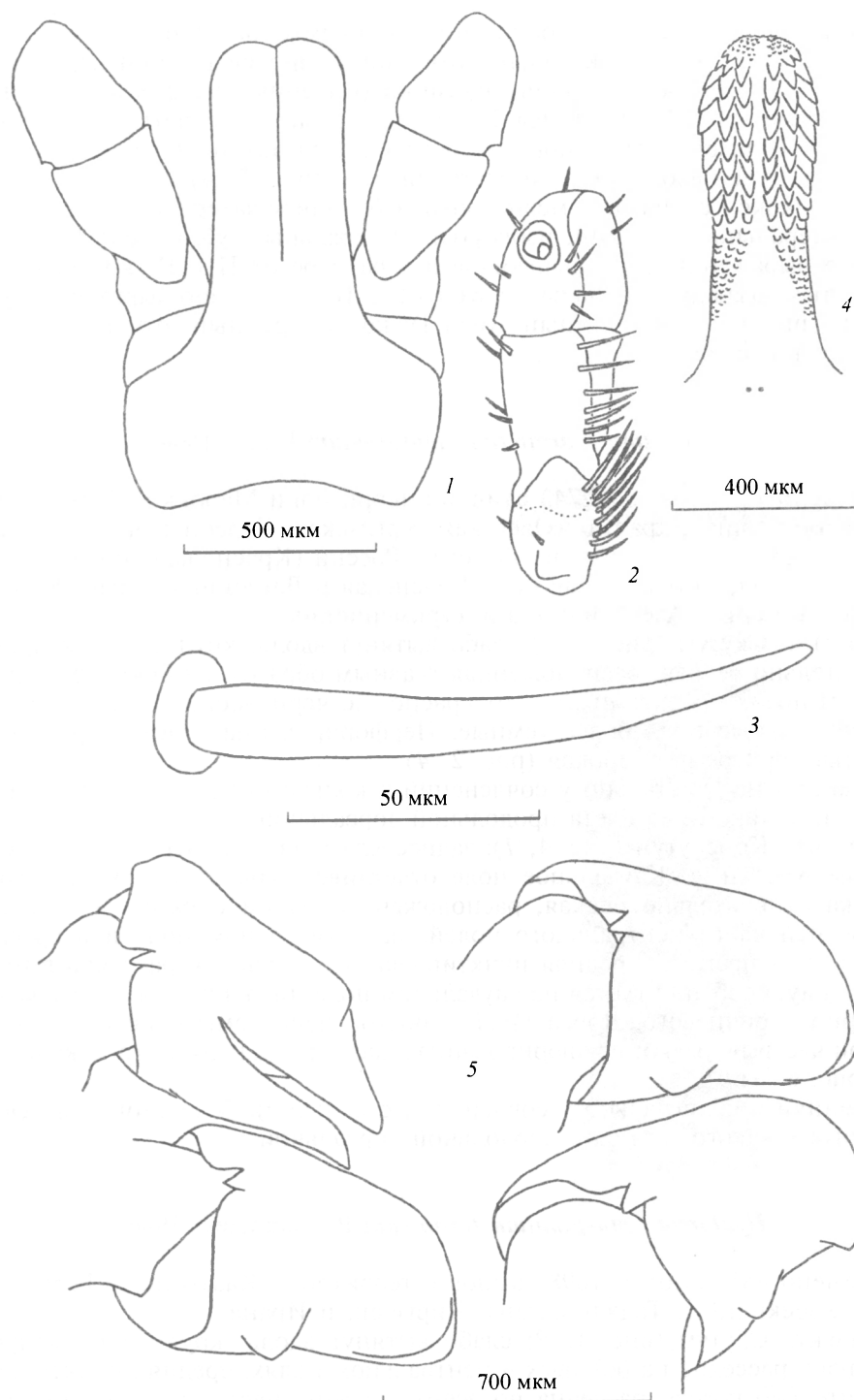


Рис. 7. Самец *Hyalomma marginatum*.

1 — гнатосома дорсально; 2 — пальпа вентрально; 3 — вентромедальная щетинка II членика пальп; 4 — гипостом; 5 — коксы.

Fig. 7. Male of *Hyalomma marginatum*.

Задний дорсальный край основания гнатосомы вогнутый или спрямленный (рис. 7, 1). II членик пальп с отчетливой проксимальной перетяжкой (рис. 7, 1, 2). Вентромедиальные щетинки II членика пальп конусовидные, заостренные (рис. 7, 2, 3). На I членике пальп более четырех щетинок. Гипостом булабовидный; вооруженная часть (считая по крупным зубцам) слегка длиннее невооруженной части (шейки) (рис. 7, 4).

Зубцы кокс I сближены; медиальный зубец шире латерального, треугольный; латеральный — узкий, изогнутый; латеральные зубцы кокс II—IV отчетливо выраженные, уменьшающиеся в размере от II к IV коксе, в виде вытянутых назад дуг; медиальные зубцы II и III кокс слабо выражены, дуговидные, широкие; медиальный зубец IV коксы крупный, отчетливо выраженный, когтевидный (рис. 7, 5).

Hyalomma marginatum marginatum Koch, 1844.

Изучено 1487 самок и 2743 самцов с территорий Марокко,¹ Италии, Албании, Болгарии, Украины (Одесская, Крымская, Херсонская, Днепропетровская, Донецкая, Луганская области), России (Краснодарский и Ставропольский края, Астраханская обл., Чеченская и Дагестанская республики), Грузии, Армении, Азербайджана и Туркменистана.

Самка. Скутум (рис. 1, 1) слабо вытянут вдоль; крупная пунктировка относительно редкая, расположенная главным образом на боковых и центральном полях; цвет темный — от красно- до черно-коричневого; боковые и цервикальные поля более темные. Перфорированная часть дорсального отростка перитремы широкая (рис. 2, 4).

Членики ног дистально у сочленений с кольцами беловатого эмалевого пигмента и такого же цвета продольной дорсальной полосой.

Самец. Конскутум (рис. 4, 1): заднесрединная и заднебоковые бороздки поверхностные. Каудальное поле отчетливо выражено; крупная пунктировка относительно редкая, расположена главным образом на боковых и передней части центрального полей, на каудальном поле и в краевых бороздах; мелкая или средняя пунктировка, как правило, рассеяна по всему скутуму, особенно густая на каудальном поле; цвет темный — от красно- до черно-коричневого. Дорсальный отросток перитремы обособлен от основной части не резко; перфорированная часть дорсального отростка широкая (рис. 6, 5).

Членики ног дистально у сочленений с кольцами беловатого эмалевого пигмента и такого же цвета продольной дорсальной полосой.

Hyalomma marginatum turanicum Pomerantzev, 1946.

Изучено 481 самок и 1098 самцов с территорий Казахстана, Туркменистана, Узбекистана, Таджикистана, Киргизии и Ирана.

Самка. Скутум (рис. 1, 2) слабо вытянут вдоль; крупная пунктировка редкая, рассеяна на боковых и центральном полях; средняя пунктировка относительно густая, рассеяна по всему скутуму; цвет, как правило, светлый — желто-коричневый; боковые и цервикальные поля более темные. Перфорированная часть дорсального отростка перитремы относительно

¹ Материал Национальной коллекции иксодовых клещей США.

узкая (промежуточный вариант между перитремами *H. m. marginatum* и *H. m. rufipes*) (рис. 2, 5).

Членики ног дистально у сочленений с кольцами беловатого эмалевого пигмента; светлая продольная полоса, как правило, отсутствует.

Самец. Конскutum (рис. 4, 2): заднесрединная бороздка и заднебоковые бороздки поверхностные, скрыты пунктировкой; каудальное поле слабо выражено; крупная пунктировка редкая, рассеяна по конскутуму; средняя и мелкая пунктировка относительно густая, равномерно рассеяна по всему конскутуму; цвет, как правило, светлый — желто-коричневый. Дорсальный отросток перитремы обособлен от основной части резко; перфорированная часть дорсального отростка относительно узкая (промежуточный вариант между перитремами *H. m. marginatum* и *H. m. rufipes*) (рис. 6, 6).

Членики ног дистально у сочленений с кольцами беловатого эмалевого пигмента; светлая продольная полоса, как правило, отсутствует.

***Hyalomma marginatum rufipes* Koch, 1844.**

Изучено 29 самок и 44 самца с территорий Египта, Судана,² Эфиопии, Сенегала, Нигерии,³ Заира,³ Кении, Танзании,³ Намибии, ЮАР,² Украины (о. Змеиный), России (Дагестан), Азербайджана, Казахстана, Туркменистана, Узбекистана, Ирана.

Самка. Скutum (рис. 1, 3) слабо вытянут вдоль; крупная и средняя пунктировка густая, равномерно покрывает весь скutum (иногда более редкая на цервикальных полях); цвет очень темный — от красно- до черно-коричневого. Перфорированная часть дорсального отростка перитремы очень узкая (рис. 2, 6).

Членики ног дистально у сочленений с кольцами беловатого эмалевого пигмента, без светлой продольной полосы.

Самец. Конскutum (рис. 5, 1): заднесрединная и заднебоковые бороздки поверхностные, скрыты пунктировкой; каудальное поле практически не выражено; средняя пунктировка равномерно и густо покрывает весь конскutum; цвет очень темный — от красно- до черно-коричневого. Дорсальный отросток перитремы обособлен от основной части резко; перфорированная часть дорсального отростка очень узкая (рис. 6, 7).

Членики ног дистально у сочленений с кольцами беловатого эмалевого пигмента, без светлой продольной полосы.

***Hyalomma marginatum isaaci* Sharif, 1928.**

Изучено 56 самок и 52 самца с территории Индии.

Самка. Скutum (рис. 1, 4), как правило, заметно вытянут вдоль; пунктировка очень редкая, крупная, расположена главным образом на боковых, цервикальных и в передней половине центрального полей; цвет темный — от красно- до черно-коричневого; боковые и цервикальные поля более темные. Перфорированная часть дорсального отростка перитремы относительно узкая (рис. 2, 7).

Членики ног дистально у сочленений с кольцами беловатого эмалевого пигмента и, как правило, без светлой продольной полосы.

² Частично материал Королевского музея Центральной Африки.

³ Материал Королевского музея Центральной Африки.

Самец. Конскutum (рис. 5, 2): заднесрединная и заднебоковые бороздки глубокие; заднесрединная бороздка впадает в срединный фестон; имеются добавочные заднебоковые вдавления, а также вдавление посередине передней части центрального поля; каудальное поле отчетливо выражено; крупная пунктировка очень редкая; цвет темный — от красно- до черно-коричневого. Дорсальный отросток перитремы обособлен от основной части перитремы нерезко; перфорированная часть дорсального отростка узкая (рис. 6, 8).

Членики ног с кольцами беловатого эмалевого пигмента у сочленений, без светлой продольной дорсальной полосы вдоль члеников ног.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании морфологии половозрелой фазы была выявлена дифференциация подвидов полиморфного вида *H. marginatum*. Подтверждены, уточнены и дополнены основные признаки, разделяющие данные подвиды, — сочетание особенностей пунктировки и борозд скута самки и конскута самца, а также формы перфорированной части дорсального отростка перитремы у обоих полов. По масштабам видовых различий в пределах подрода *Euhyalomma* Filippova, 1984 и рода *Hyalomma* Koch, 1844 в целом такие существенные морфологические характеристики могли бы свидетельствовать о видовой самостоятельности. Тем не менее ряд особенностей указывает на то, что это географические формы единого вида. Рассмотрим эти особенности.

Основная часть изученных экземпляров *H. m. marginatum* из южной части Европы и с Кавказа четко отличается от остальных подвидов. Но в Туркменистане мы наблюдаем переходную зону между номинативным подвидом и *H. m. turanicum*. Типичные *H. m. marginatum*, *H. m. turanicum* и промежуточные формы встречаются в одних и тех же сборах. Кроме того, нередко экземпляры из европейской части ареала *H. m. marginatum*, которые по характеру пунктировки сходны со среднеазиатским подвидом. Коллекционный материал по пограничным территориям номинативного подвида *H. m. rufipes* ограничен и не позволяет судить об их взаимоотношениях. Не исключена географическая изоляция данных подвидов, как это, вероятно, происходит с *H. m. isaaci*.

H. m. turanicum, по-видимому, имеет 2 переходные зоны с *H. m. marginatum* и *H. m. rufipes*. О первой, выявленной в Туркменистане, было сказано выше. Судя по литературным данным, на Аравийском полуострове существует переходная зона между среднеазиатским и африканским подвидами (Hoogstraal e. a., 1981).

В пользу подвидового ранга *H. m. marginatum*, *H. m. turanicum* и *H. m. rufipes* свидетельствуют и данные по неполовозрелым фазам: изучение обширного материала выявило лишь немногочисленные морфометрические различия (Апанаскевич, 2003).

H. m. isaaci — морфологически наиболее дифференцированный подвид. Недостаток материала не позволяет категорично судить о морфологических взаимоотношениях данного подвида с соседним *H. m. turanicum*. Наличие ряда дифференциальных структурных признаков у нимф и морфометрических признаков у личинки подтверждает его наибольшую обособленность (Апанаскевич, 2003). Все это указывает на возможную видовую самостоятельность данного подвида, т. е. на неравномерный характер микроэволюционных процессов внутри *H. marginatum* s. l.

Очевидно, определенную роль в перемешивании подвидов между собой играют регулярные переносы неполовозрелых фаз перелетными птицами за пределы ареалов, свойственных каждому подвиду. Также существенную роль в перемешивании подвидов может играть перегон или транспортировка домашнего скота в период паразитирования взрослых клещей (Hoogstraal, Kaiser, 1960).

Таким образом, на основании изучения всех активных фаз онтогенеза мы принимаем наличие 4 подвидов — европейского *H. m. marginatum*, среднеазиатского *H. m. turanicum*, африканского *H. m. rufipes* и центральноазиатского *H. m. isaaci*. Но, следует отметить, что подвиды этого полиморфного вида характеризуются сочетанием четких структурных различий на половозрелой фазе и лишь размерных — на неполовозрелых фазах. Дополнительный более широкий по географии материал, особенно из зон соприкосновения и перекрывания подвидовых ареалов позволил бы более подробно реконструировать схему микроэволюции на огромной территории ареала полиморфного вида *H. marginatum*.

Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю д. б. н. Н. А. Филипповой (ЗИН РАН) за всестороннюю помощь при изучении данных видов и при подготовке статьи. Также автор благодарен куратору Национальной коллекции иксодовых клещей США доктору Кейрансу (Dr. J. Keirans, U. S. National Tick Collection, Institute of Arthropodology and Parasitology, Georgia Southern University, Statesboro), доктору Андрэ, Королевский музей Центральной Африки, Тервюрен, Бельгия (Dr. André, Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique) и чл.-корр. Туркменской АН А. Б. Бердыеву за предоставление материала.

Исследование поддержано РФФИ (гранты 03-04-49664, 03-04-0687) и НШ (1664.203).

Список литературы

- Апанаскевич Д. А. Дифференциация подвидов полиморфного вида *Hyalomma marginatum* (Acari, Ixodidae) по неполовозрелым фазам // Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 6. С. 462—472.
- Ганиев И. М. Иксодовые клещи (фауна, экология, биология) и эпизоотология пироплазмидозов и анаплазмоза овец из коз Западного Прикаспия: Авторф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1970. 35 с.
- Померанцев Б. И. Иксодовые клещи (Ixodidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 224 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 2).
- Delpy L. P. Essai critique de synonymie du genre *Hyalomma* C. L. Koch 1844 depuis Linné, 1758 // Ann. Parasit. hum comp. 1949. T. 24, fasc. 5—6. P. 464—494.
- Hoogstraal H. African Ixodoidea. I. Ticks of the Sudan (with special reference to Equatoria Province and preliminary reviews of the genera *Boophilus*, *Margaropus*, and *Hyalomma*). Washington, D. C., 1956. 1101 p.
- Hoogstraal H. The epidemiology of tick-borne Crimean—Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe, and Africa // J. Med. Entomol. 1979. Vol. 15, N 4. P. 307—417.
- Hoogstraal H., Kaiser M. N. Observations on ticks (Ixodoidea) of Libya // Ann. Ent. Soc. America. 1960. Vol. 53, N 4. P. 445—457.
- Hoogstraal H., Wassef H. Y., Büttiker W. Ticks (Acarina) of Saudi Arabia. Fam. Argasidae, Ixodidae // Fauna of Saudi Arabia. 1981. Vol. 3. P. 25—110.
- Kaiser M. N., Hoogstraal H. The *Hyalomma* ticks (Ixodoidea, Ixodidae) of Pakistan, India, and Ceylon, with keys to subgenera and species // Acarologia. 1964. T. 6, fasc. 2. P. 257—286.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 30.06.2003

DISCRIMINATION OF SUBSPECIES
IN A POLYMORPHIC SPECIES *HYALOMMA MARGINATUM*
(ACARI, IXODIDAE) BASED ON ADULT STAGE

D. A. Apanaskevich

Key words: Ixodidae, *Hyalomma marginatum*, *H. m. marginatum*, *H. m. turanicum*, *H. m. rufipes*, *H. m. isaaci*, female, male, taxonomy.

SUMMARY

Morphological characteristics allowing discriminating adult stages of four subspecies of *Hyalomma marginatum* (*H. m. marginatum*, *H. m. turanicum*, *H. m. rufipes* and *H. m. isaaci*) are displayed. The subspecies status of all named forms is confirmed. The main discriminating characters for adults of these subspecies are peculiarities of scutal or conscutal punctations and a shape of the dorsal tale of spiracular plates (Fig. 1, 1–4; 2, 4–7; 4, 1, 2; 5, 1, 2; 6, 5–8). Nevertheless, there are a number of facts, which support only the subspecific rank of these taxa. In Turkmenistan, there is a zone inhabited by forms, adult stages of which are morphologically intermedial between *H. m. marginatum* and *H. m. turanicum*. A zone of intermedial forms between *H. m. turanicum* and *H. m. rufipes* exists in Arabian Peninsula (Hoogstraal e. a., 1981). An absence of clear discriminative characters between immatures of *H. m. marginatum*, *H. m. turanicum* and *H. m. rufipes* also confirms the subspecies level of these taxa. *H. m. isaaci* is the most differentiated subspecies. It is difficult to estimate relationships between the latter subspecies and *H. m. turanicum* because of a deficit of materials. However, clear morphological differences of *H. m. isaaci* immature stages from other subspecies were noticed (Apanaskevich, 2003). Therefore, it is quite probable that *H. m. isaaci* might deserve the species rank. Further analysis of relationships between subspecies of *H. marginatum* needs additional materials represented by all stages from zones containing intermedial forms between recently recognized subspecies.